

### Zusammenfassung

Diejenigen europäischen Fledermausarten, die eine weißliche Ventralseite aufweisen, beginnen ihren Jagdflug gewöhnlich nicht vor der späten Dämmerung. Langohrige Fledermäuse fliegen später aus als andere ( $t$ -Test<sup>\*\*</sup>) und beziehen – ebenso wie weißbäuchige – häufiger freihängend im Fels Quartier; kurzohrige Arten werden eher in Spalten angetroffen. Kleine Fledermausarten fliegen relativ früh aus ( $r_s = 0,99^{**}$ ). Bei sehr früh fliegenden Arten sind Zwillingsgelbungen nicht ungewöhnlich.

Es ist anzunehmen, daß eine frühe Ausflugszeit, bedingt durch Feinddruck, in der Regel die Evolution weißlicher Fellflächen verhindert. Weißliche Ventralfärbungen sind möglicherweise als Gegenschattierung für freihängende Fledermäuse entstanden. Das Feindrisiko dürfte zudem für langsam fliegende, substratableisende (langohrige) Arten bei noch gutem Licht besonders hoch sein. Kurzohrige Fledermäuse scheinen besser an eine spaltenbewohnende Lebensweise angepaßt zu sein als langohrige. In der frühen Dämmerung dürfte ein reiches Nahrungsangebot für kleine Fledermausarten bestehen. Zwillingsgelbungen gleichen vermutlich die Verluste sehr früh fliegender Arten aus.

### Literatur

- BELL, G. P. (1982): Behavioral and ecological aspects of gleaning by a desert insectivorous bat, *Antrozous pallidus* (Chiroptera: Vespertilionidae). Behav. Ecol. Sociobiol. 10, 217–223.  
 KOLB, A. (1958): Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierkunde 23, 84–95.  
 KURTZE, W. (1974): Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten. Zool. Jb. Syst. 101, 297–344.  
 MUELLER, H. C. (1968): The role of vision in vespertilionid bats. Amer. Midland Nat. 79, 524–525.  
 NATUSCHKE, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.  
 PORTMANN, A. (1956): Tarnung im Tierreich. Berlin, Göttingen, Heidelberg: J. Springer.  
 RYBERG, O. (1947): Studies on bats and bat parasites. Stockholm: Svensk Natur.  
 STEBBINGS, R. E. (1977): Order Chiroptera. In: The Handbook of British Mammals. Hrsg.: G. B. CORBET, H. N. SOUTHERN. Oxford, London, Edinburgh, Melbourne: Blackwell Scientific Publications.  
 WROE, D. M.; WROE, S. (1982): Observation of bobcat predation on bats. J. Mammalogy 63, 682–683.

*Anschrift des Verfassers:* KARL-HANS TAAKE, Sieben Bauern 31, D-4950 Minden

## Zur Evolution und Systematik der kleinen Wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766)

VON F. FRANK<sup>1</sup>

*Eingang des Ms. 6.3.1985*

### Abstract

*On the evolution and systematics of the weasels (Mustela nivalis L.)*

In a crossbreeding of the German weasel and the Scandinavian pygmy weasel, the two types of pigmentation (fig. 1) proved to be caused by two alleles of a single gene, type II being dominant over type I. As the pigmentation types alone have no selective advantage, they are better phylogenetic criteria than the body size, which has a mainly adaptive character and above all is determined by the presence or absence of the competition by the stoat ("strategy of body size"). As the pigmentation type I coincides with that of the stoat, it is considered to be the more original one. This offers new aspects concerning the evolution of the weasels, because their different groups are characterized by their pigmentation type. As original are considered: first the *numidica*-group, relict-like distributed at the southwestern border of the European range, and secondly the *nivalis*-group ("pygmy weasels") specially adapted to snowy areas and distributed in the boreal and alpine zones of the whole Holarctic. The most recent one is the *boccamela-vulgaris*-group adapted to areas with little snow and distributed

<sup>1</sup> Diese Arbeit sei dem Andenken an KLAUS ZIMMERMANN gewidmet, der sie seinerzeit angeregt hat.

in the temperate and mediterranean Europe. The taxonomic consequences of these aspects and the open problems are discussed.

## Einleitung

Trotz vielfacher Bearbeitung (u. a. CABRERA 1913, 1923, 1932; MILLER 1912; ALLEN 1933; OGDEN 1935; KURODA 1940; ZIMMERMANN 1943, 1953; ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951; REICHSTEIN 1957; SIIVONEN 1967; HEPTNER und NAUMOW 1967; MAZAK 1970; NIETHAMMER 1973; CORBET 1978; STOLT 1979) ist die Systematik der kleinen Wiesel noch immer unbefriedigend. So konnte HEPTNER (1967) nur feststellen, daß die außergewöhnliche geographische Variabilität dieses kleinsten Carnivoren der Welt einen der interessantesten Fälle innerhalb der Mammalia darstelle, eine befriedigende systematische Gliederung bislang aber nicht möglich sei. Und auch CORBET (1978) spricht noch von beträchtlicher Ungewißheit bei den europäischen und mediterranen Wiesel.

Kurioserweise hat auch der Umstand, daß die neueren Bearbeiter von der früheren Annahme mehrerer Arten (darunter ein nordisch-alpines „Zwergwiesel“, ein größeres im gemäßigten Eurasien verbreitetes „Mauswiesel“ und noch größere west- und ostmediterrane Formen) abgerückt sind und alle rezenten Kleinwiesel einschließlich der nordamerikanischen für konspezifisch halten, die Dinge keineswegs vereinfacht, sondern eher kompliziert. Dies liegt vor allem daran, daß schon die Kriterien zur Abgrenzung der beschriebenen Formen umstritten sind, daß deren Verbreitung nur unzulänglich geklärt ist und daß sich über ihre Phylogenie bisher so gut wie nichts aussagen ließ.

Verwunderlich ist unter diesen Umständen, daß niemals der Versuch unternommen wurde, diese Unklarheiten durch das Kreuzungsexperiment zu erhellen, offensichtlich weil die Zucht von Wiesel immer für zu schwierig gehalten wurde. Für den Verfasser erwies sie sich auf der Basis einer großen Feldmauszucht (*Microtus arvalis* Pall.) als weitgehend unproblematisch. So konnte er 1964 auch eine Kreuzung von mitteleuropäischem „Mauswiesel“ und skandinavischem „Zwergwiesel“ in Angriff nehmen, die zur definitiven Klärung der lange umstrittenen Pigmentierungstypen und ihrer Vererbung führte und in Kombination mit inzwischen vorliegenden cytogenetischen Befunden (GRAFODATSKY et al. 1976, 1977; MANDAHN und FREDGA 1980; ZIMA und KRÁL 1984) nun erstmals einen fundierten Ansatz für phylogenetische Überlegungen bietet.

## Die Hybridenzucht

### Herkunft und Körpergröße der Ausgangstiere

Das Männchen stammte aus meiner Gefangenschaftszucht, deren Ursprungstiere der nordwestdeutschen Wieselpopulation im Raume Oldenburg (53° 09'/8° 13') entnommen waren. Es war besonders großwüchsig und erreichte ein Maximalgewicht von 155 g (Zucht-Nummer 41).

Das Weibchen wurde im März 1963 bei Sämstad am Lysekil-Fjord (schwedische Westküste, 58° 24'/11° 35') gefangen, und zwar im weißen Winterkleid. Es war erheblich zierlicher als nordwestdeutsche Wieselweibchen und wog anfangs kaum über 30 g. Da es danach noch 7¼ Jahre in Gefangenschaft lebte, dürfte es nicht vor dem Sommer 1962 zur Welt gekommen sein.

### Die Pigmentierung der Tiere und ihre Intensität

Die Färbung der von mir gehaltenen Wiesel variierte zwischen einem hellen Zimtbraun (etwa eine Tonstufe heller als Ridgways Verona Brown XXIX mit Tendenz zu Fawn Color XL) und einem dunklen Schokoladenbraun (Mars Brown XV bis Warm Sepia XXIX). In

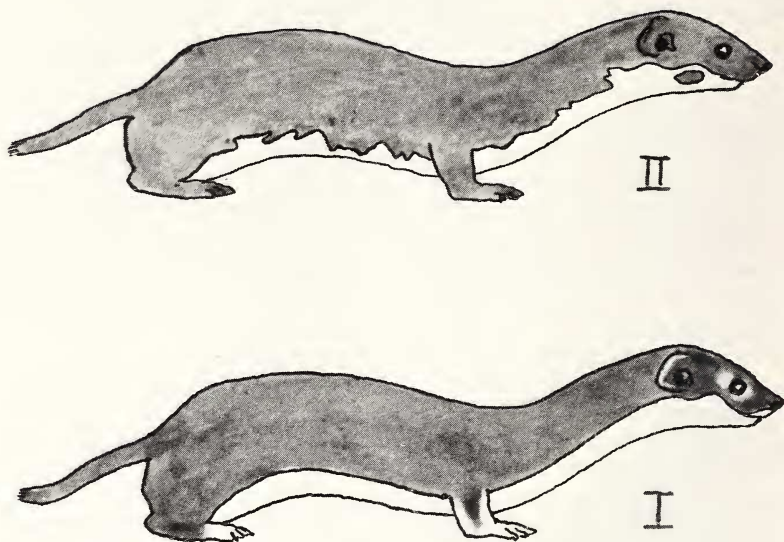


Abb. 1. *Mustela nivalis*. Die beiden Pigmentierungstypen. Oben: Typ II der *vulgaris*-Gruppe. Unten: Typ I der *nivalis*-Gruppe (Jugendkleid)

der nordwestdeutschen Ausgangspopulation traten beide Extreme in Erscheinung, auch im gleichen Wurf, so daß der wiederholt unternommene Versuch, sie zur Differentialdiagnose von Unterarten zu verwenden, nicht eben glücklich erscheint. Zudem hellt die individuelle Färbung mit zunehmendem Alter auf. Bei nicht umfärbenden Individuen ist sie im Winter dunkler als im Sommer, weil die winterlangen Deckhaare die weiße Unterwolle stärker abdecken. Während das Männchen 41 ziemlich hell gefärbt war, gehörte das schwedische Weibchen der dunklen Phase an.

#### Das Muster der Pigmentierung

Da sich die hier vorgelegten Überlegungen vor allem auf die Verbreitung und Vererbung der beiden beim Wiesel vorkommenden Pigmentierungstypen stützen werden, müssen diese zunächst präziser beschrieben werden als in den bisherigen Veröffentlichungen. Um eine Zuordnung zu bestimmten systematischen Gruppen zu vermeiden, wird dabei zwischen den Pigmentierungstypen I und II unterschieden (Abb. 1). Das Ausgangsweibchen meiner Hybridenzucht repräsentierte den Typ I (Abb. 2), das Männchen 41 den Typ II.

#### *Grenzlinie zwischen pigmentiertem und unpigmentiertem Bereich*

Typ I: sowohl am Hals wie am Rumpf gerade und allenfalls geringfügig und flachgerundet ausgebuchtet, niemals scharf gezackt oder zur Bauchmitte hin verschoben.

Typ II: sowohl am Hals wie am Rumpf unregelmäßig gezackt und mitunter so weit zur Bauchmitte hin verschoben, daß der unpigmentierte Bereich auf einen schmalen Streifen reduziert oder stellenweise ganz unterbrochen sein kann.

Dieses Merkmal ist spätestens vom 11. Lebensstage an erkennbar und unterliegt – ebenso wie die folgenden – im Laufe des ganzen Lebens keiner Veränderung mehr.



Abb. 2. *Mustela nivalis*. Das schwedische Ausgangsweibchen der Hybridenzucht nach dem Tode  
(Foto: F. FRANK)

#### *Fleckung im unpigmentierten Bereich*

Typ I: keine.

Typ II: stets ein paariger Backenfleck hinter den Mundwinkeln, dessen Fehlen mitunter nur dadurch vorgetäuscht wird, daß er besonders groß und weitgehend mit der Färbung des Oberkopfes verschmolzen ist. Außerdem treten dunkle Flecken unterschiedlicher Form und Größe ziemlich regelmäßig im Bereich des Kinns, des Halses, der Brust und des Bauches in Erscheinung.

#### *Färbung von Extremitäten und Oberlippe*

Typ I: Füße unpigmentiert. Das Weiß erstreckte sich bei allen Repräsentanten meiner Zucht am Vorderfuß von den Zehenspitzen bis über den Handrücken hinauf, am Hinterfuß nur bis auf den Handrücken. Darüber hinaus hatten diese Tiere eine vollständig weiße Oberlippe.

Typ II: Oberseite aller vier Extremitäten meist vollständig pigmentiert, d. h. bis zu den Krallen hinunter. In der nordwestdeutschen Population kommen aber nicht selten Exemplare mit weißen Vorderzehen vor, bei denen das Weiß dann auch fleckenhaft auf der Oberlippe in Erscheinung tritt. Beides ist offensichtlich gekoppelt und läßt sich durch Inzucht bis zu Exemplaren mit mehr oder weniger weißem Vorderhandrücken und ausgedehnterem Weiß auf der Oberlippe steigern, die mir in der nordwestdeutschen Freilandpopulation allerdings noch nicht begegnet sind. Bei keinem dieser Zuchttiere griff das Weiß jedoch auf die Hinterextremität über, deren Oberseite im Gegensatz zu Typ I ausnahmslos voll pigmentiert blieb.

#### *Färbung der Ohränder*

Typ I: Alle Repräsentanten meiner Zucht hatten im Jugendkleid helle, ca. 2 mm breite, an das Hermelin erinnernde Ohränder, die dann mit der Umfärbung ins Alterskleid dunkelten, also verschwanden.

Typ II: Ohränder auch im Jugendkleid ausnahmslos voll pigmentiert.

### *Oberkopf-Fleckung*

Typ I: Alle Repräsentanten meiner Zucht zeigten ebenso wie das schwedische Ausgangsweibchen fleckenhafte Aufhellungen im Orbital-Bereich, vor allem hinter den Augen.

Typ II: Oberkopf ausnahmslos einheitlich pigmentiert, ohne Aufhellungen.

### **Zum Verhalten der Ausgangstiere**

Beim schwedischen Ausgangsweibchen traten trotz jahrelanger intensiver Beobachtung keine Unterschiede zu den nordwestdeutschen Wiesel in Erscheinung. Nur seine Lautäußerungen waren zarter und erinnerten mehr an die von juvenilen als von adulten norddeutschen Weibchen, wahrscheinlich infolge der geringeren Körpergröße. Dies hatte aber keinen Einfluß auf den sozialen Kontakt der Tiere, der sich in allem so normal vollzog, wie es innerhalb einer Art zu sein pflegt. Auch im Paarungsverhalten und bei der Kopula ergaben sich trotz des enormen Größenunterschiedes zwischen dem Schweden-Weibchen und den mit ihm verpaarten Männchen (Gewichtsverhältnis bis zu 1 zu 4) keinerlei Schwierigkeiten.

### **Die Zuchtergebnisse**

Wegen Raumknappheit erfolgte nach dem ersten  $F_1$ -Wurf (6 Junge) sogleich die Rückkreuzung des schwedischen Ausgangsweibchens mit  $F_1$ -Männchen (24 Junge), danach seine Verpaarung mit aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Männchen des Pigmentierungstyps I (12 Junge) sowie schließlich noch die Verpaarung von aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Weibchen des Pigmentierungstyps I mit  $F_1$ -Männchen (9 Junge). Insgesamt erbrachte diese Kreuzungszucht somit 51 Hybriden, von denen überwiegend Balg- und Schädelpräparate angefertigt wurden, die sich nunmehr zusammen mit denen des schwedischen Ausgangs-Weibchens in der Sammlung des Museums Alexander Koenig in Bonn befinden.

### *Fertilität*

Die offensichtlich uneingeschränkte Fertilität der Hybriden spricht ebenso für Konspezifität wie die identischen Karyotypen, die MANDAHN und FREDGA (1980) bei schwedischen Wiesel beider Pigmentierungs-Typen (bzw. Subspezies) fanden.

### *Die Vererbung der Körpergröße*

Bei den von dem kleinen Schweden-Weibchen geborenen  $F_1$ -Hybriden zeigte sich ein deutlicher Heterosis-Effekt. Alle sechs Tiere, fünf Männchen und ein Weibchen, lagen im Maximalbereich der ohnehin großwüchsigen nordwestdeutschen Wiesel, denen sie ja auch in der Pigmentierung glichen. In den folgenden Generationen führte die starke Inzucht mit dem Schweden-Weibchen jedoch zu einer allgemeinen Größenabnahme der Hybriden. Dabei vererbte sich die Körpergröße unabhängig vom Pigmentierungstyp, so daß sowohl großwüchsige wie kleinwüchsige Exemplare beider Pigmentierungsgruppen auftraten und die Extrem- und Mittelwerte bei beiden Typen statistisch identisch waren. Dies entspricht genau den Verhältnissen, die STOLT (1979) für das mittelschwedische Vermischungsgebiet von nordischem „Zwergwiesel“ und südlichem „Mauswiesel“ ermittelte.

### *Die Vererbung des Pigmentierungs-Musters*

Die vorher beschriebenen Pigmentierungsmerkmale spalteten nicht auf, sondern wurden gekoppelt vererbt. Auch intermediäre Pigmentierungs-Typen traten nicht in Erscheinung. Das Pigmentierungsmuster wird also von einem einzigen Gen mit zwei Allelen bestimmt.

Tabelle

*Mustela nivalis*. Vererbung der Pigmentierungs-Muster

Eltern	Abkömmlinge		
	Typ I (pp)	Typ II (Pp)	?
Typ I (pp) × Typ II (PP)	–	6	–
Typ I (pp) × Typ II (Pp)	16	14	3 <sup>1</sup>
Typ I (pp) × Typ I (pp)	12	–	–

<sup>1</sup> Nach der Geburt gestorben.

Wie die Tab. zeigt, vererbt sich der Pigmentierungstyp I rezessiv gegenüber dem Typ II, so daß er in Mischpopulationen verhältnismäßig wenig in Erscheinung treten dürfte. Typ I läßt sich somit mit pp, Typ II mit PP und die F<sub>1</sub> mit Pp symbolisieren.

Wie bei der sicher polygenen Steuerung der Körpergröße und der monogenen Bestimmung des Pigmentierungsmusters zu erwarten, werden diese beiden Merkmale somit unabhängig voneinander vererbt. Dies bedeutet aber, daß Körpergröße und Pigmentierungstyp beliebig miteinander kombinierbar sind und das jeweils realisierte Ergebnis durch die Selektion bestimmt wird. Diese begünstigt nach allen vorliegenden Befunden im Norden des Verbreitungsgebietes kleinwüchsige und im Süden großwüchsige Wiesel.

*Die Umfärbung ins Winterkleid*

Das Ausgangsmännchen meiner Zucht entstammte einer Population, die auch in den härtesten Wintern nicht umfärbt, während der Fang des schwedischen Ausgangsweibchens im reinweißen Winterkleid die Zugehörigkeit zu einer regelmäßig umfärbenden Form belegte. Daß dieses Tier dann in Gefangenschaft nie mehr umfärbte, lag zweifellos daran, daß keine Auslösung durch eine hinreichende Temperatur-Erniedrigung stattfand. Auch Hermeline färben in Nordwestdeutschland nur in kalten Wintern um.

Die sechs F<sub>1</sub>-Hybriden ließen ebensowenig Umfärbungs-Tendenz erkennen wie die aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Individuen des Pigmentierungs-Typs II. Eines dieser Pp-Tiere blieb auch dann braun, als es längere Zeit bei 4°C in der Klimakammer des Zoologischen Forschungsinstitutes Alexander Koenig in Bonn gehalten wurde. Es bekam sehr bald ein langhaariges Winterfell, das aber voll pigmentiert blieb (G. NIETHAMMER in litt.).

Anders verhielten sich dagegen die pp-Tiere aus der Rückkreuzung. Sie bekamen während des Herbst-Haarwechsels schon bei normaler Zimmer-Temperatur weiße Schwanz- und Schnauzenspitzen. Als die Raum-Temperatur im November 1966 kurzfristig und im Oktober 1967 längere Zeit von 20° auf 14°C abgesenkt wurde, färbten zwei pp-Weibchen von der Bauchseite her bis auf einen zentimeter-breiten Rückenstreifen bzw. geringe Pigmentreste auf dem Rücken ins weiße Winterkleid um (Abb. 3).

Der Pigmentierungs-Typ I (pp) meiner Zucht besaß also im Gegensatz zum Typ II die angeborene Bereitschaft, auf eine Temperatursenkung im Herbst mit einer Umfärbung ins weiße Winterkleid zu reagieren. Dieses Merkmal wurde ebenso wie der Pigmentierungstyp rezessiv vererbt und war offensichtlich mit ihm gekoppelt, da in dieser Hybridenzucht keine Aufspaltung erfolgte. Alle aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Individuen des Typs II (PP) reagierten auf die gleiche und sogar noch stärkere Temperatursenkung, als sie bei Typ I das Weißwerden auslöste, nicht mit Umfärbung und auch nicht mit den geringsten Ansätzen dazu.

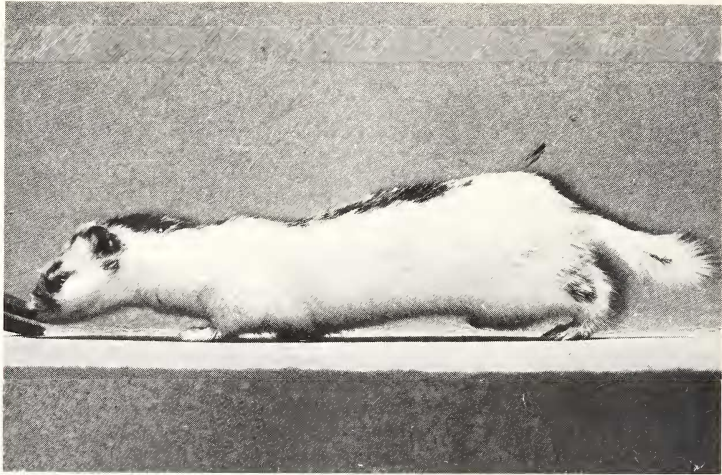


Abb. 3. *Mustela nivalis*. Typ I: Weibchen Nr. 82 aus der Rückkreuzung im unvollständigen Winterkleid. (Foto: F. FRANK)

## Die Bewertung der untersuchten Merkmale

### Die Pigmentierungs-Typen und ihr Selektionswert

Die vorliegende Untersuchung hat die in der älteren Literatur vorherrschende Meinung, daß die Pigmentierung der Kleinwiesel innerhalb jeder Population beliebig und Übergangsgelos variabel und damit diagnostisch bedeutungslos sei, endgültig widerlegt. Es existieren zwei klar voneinander abgegrenzte Pigmentierungstypen, von denen wir nunmehr wissen, daß sie auf Allelen ein und desselben Gens beruhen, wobei sich Typ II im Erbgang als dominant gegenüber Typ I verhält.

Der phylogenetische und systematische Wert dieser beiden Pigmentierungstypen ergibt sich daraus, daß sie sich geographisch ausschließen und nur in räumlich begrenzten Kontakt- bzw. Vermischungszonen nebeneinander vorkommen (z. B. nach STOLT zwischen dem 58. und 60. Breitengrad in Mittelschweden). Der Pigmentierungstyp I beherrscht das nordeuropäische, osteuropäisch-asiatische und nordamerikanische Verbreitungsgebiet, ist aber auch für die montanen Populationen Europas charakteristisch und auffallenderweise auch noch für Populationen, die am Südrand des europäischen Verbreitungsgebietes von Marokko bis Kreta leben. Im übrigen Europa ist bis nach Kleinasien der Pigmentierungstyp II verbreitet, der aber – worauf mich REICHSTEIN hinwies – bemerkenswerterweise auch im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes in Erscheinung tritt (Abb. 4).

Diese geographische Sonderung der beiden Pigmentierungstypen legt natürlich die Frage nach ihrem möglichen Selektionswert nahe. Da über ihre physiologischen Eigenschaften bzw. Reaktionsnormen nichts bekannt ist, läßt sich nur das äußere Erscheinungsbild im Sommerkleid prüfen. Darin verursachen die beiden Pigmentierungsmuster aber so geringfügige Unterschiede, daß sie für sich allein in den von Wieseln bewohnten Lebensräumen keinen unterschiedlichen Auslesewert haben dürften. Dies gilt auch für das beim Typ II nicht selten vorkommende, mehr oder weniger starke Übergreifen der Dorsalpigmentierung in den Ventralbereich; denn im Falle eines derartigen Selektionsvorteils wären sonst wenigstens in manchen Teilen des Verbreitungsgebietes Kleinwieselformen mit durchgehend pigmentierter Unterseite entstanden.

Daß unsere Frage bei Einbeziehung des Winterkleides einen ganz anderen Aspekt



Abb. 4. *Mustela nivalis*. Pigmentierungstyp II in der Subspezies *allegbeniensis* Roads. (Foto: H. REICHSTEIN)

bekommt, wird weiter unten erörtert. Da sich die heutige geographische Verteilung der beiden Pigmentierungstypen aber auch dann nicht rein klimatisch-adaptiv erklären läßt, muß sie primär historisch bedingt sein und damit einen höheren diagnostischen Stellenwert erhalten als die bisher immer als ausschlaggebend angesehene, aber weitgehend adaptive geographische Variabilität der Körpergröße. Damit stellt sich aber die neue Frage, welcher der beiden Pigmentierungstypen als der ursprünglichere anzusehen ist.

#### Der ursprüngliche Pigmentierungstyp

Innerhalb der Gattung *Mustela* kommt der Pigmentierungstyp II nur bei der Art *nivalis* vor, und das auch nur im kleineren Teil des Verbreitungsgebietes, während der Typ I nicht nur alle andern *nivalis*-Populationen charakterisiert, sondern auch die Art *erminea*. Darüber hinaus zeigt auch die Art *frenata* die Typ I bestimmende gerade Trennungslinie zwischen pigmentierter Oberseite und unpigmentierter Unterseite. Diese gerade Trennungslinie gilt bei Pigmentforschern als die ursprünglichere gegenüber der weiterentwickelten Zickzack-Linie des Typs II. Meine hieraus abgeleitete Überzeugung, daß der Pigmentierungstyp I der ursprünglichere ist, sehe ich durch inzwischen veröffentlichte karyologische Befunde bestärkt.

GRAFODATSKIJ et al. (1976, 1977) haben gezeigt, daß der Karyotyp des Hermelins ( $2n = 44$ ) der ursprünglichste in der Gattung *Mustela* ist (bei 7 untersuchten Arten), und daß sich der Karyotyp der Kleinwiesel ( $2n = 42$ ) aus ihm durch Robertsonsche Fusion zweier akrozentrischer Chromosomen sowie durch Anlagerung umfassender Heterochromatinkomplexe an den kurzen Armen weiterer Chromosomenpaare entwickelt hat (MANDAHL und FREDGA 1980). Wenn *M. erminea* und *M. nivalis* damit von einem gemeinsamen, wahrscheinlich hermelinähnlichen Vorfahren abzuleiten sind, dann dürfte auch der beiden Arten gemeinsame Pigmentierungstyp I als der ursprünglichere anzusehen sein und der in der Gattung *Mustela* sonst nicht vorkommende Typ II als der weiter entwickelte. Dem in der Hybridenzucht ermittelten Erbgang zufolge ist er durch Mutation eines die Pigmentverteilung steuernden Gens entstanden und hat in bestimmten Teilen des Verbreitungsgebietes den ursprünglichen Typ I ersetzt. Damit ist aber sicher auch die Annahme



berechtigt, daß die nach Typ I pigmentierten Wiesel die phylogenetisch älteren und die nach Typ II pigmentierten die diesbezüglich jüngeren sind.

### Die Umfärbung ins Winterkleid

Bei meinen Zuchttieren war dem Pigmentierungstyp I eindeutig die Fähigkeit zugeordnet, im Herbst bei sinkender Umwelttemperatur ins weiße Winterkleid zu wechseln, während der Pigmentierungstyp II auch bei Heterozygotie (Pp) unter den gleichen Bedingungen keinerlei Umfärbungstendenz erkennen ließ. Es lag also ganz offensichtlich eine genetische Koppelung beider Merkmalskomplexe vor, gesteuert offenbar durch das gleiche Gen, das auch die fünf verschiedenen Pigmentierungsmerkmale miteinander koppelt.

Mit diesem Zuchtergebnis ist natürlich noch nicht der Beweis erbracht, daß diese Merkmalskoppelung durchgängig ist und das Merkmal Umfärbung damit generell so verwertbar, daß alle im weißen Winterkleid angetroffenen Wiesel dem Pigmentierungstyp I zugeordnet werden können. Dafür scheint allerdings zu sprechen, daß dieser Typ in solchen Gebieten durch den Typ II ersetzt wurde, in denen Schneearmut ein Weißwerden unzweckmäßig, ja gefährlich machen würde.

Geklärt ist inzwischen, daß die zur Diskussion stehende Merkmalskoppelung bei den skandinavischen Wiesel beider Pigmentierungstypen vorliegt (STOLT 1979). Außerdem färben die nach Typ I gemusterten circumpolaren „Zergwiesel“ ausnahmslos um, während alle nach Typ II gefärbten west-, mittel- und südeuropäischen „Mauswiesel“ dies nicht tun. Bemerkenswert ist, daß auch die im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes vorkommenden Kleinwiesel vom Pigmentierungstyp II (wohl die Subspezies *alleghehiensis* Rhoads, 1901) offensichtlich nicht umfärben, während dies bei den das übrige Nordamerika bewohnenden Artgenossen vom Pigmentierungstyp I bis hinunter nach Kansas (ANDERSEN 1971) ausnahmslos der Fall zu sein scheint. Gesichert ist auch, daß ganz Mittel- und Ostasien bis zur südlichen Verbreitungsgrenze einheitlich von im Winter umfärbenden Wiesel des Pigmentierungstyps I bewohnt wird.

Auf der andern Seite färben aber die westmediterranen Wiesel vom Typ I (im folgenden als „*numidica*-Gruppe“ bezeichnet) offensichtlich nicht um, und es besteht schon wegen der paläoklimatischen Verhältnisse Grund zu der Annahme, daß sie diese Fähigkeit auch nie besessen haben. Im ostmediterranen-vorderasiatischen Zwischenbereich soll es umgekehrt Populationen des Pigmentierungstyps II geben, in denen winterweiße Individuen nachgewiesen wurden. Die hierzu etwa aus der Osttürkei (NIETHAMMER 1973) und Rumänien (BARBU 1968) vorliegenden Belege stammen allerdings aus Gebieten, in denen ich Populationen des Pigmentierungstyps I bzw. ähnlich wie in Mittelschweden Kontakt- bzw. Vermischungszonen zwischen südlichen Populationen des Pigmentierungstyps II und nordöstlichen des Typs I und damit die Zugehörigkeit der winterweißen Tiere zu letzterem vermuten würde. Definitives wird sich erst sagen lassen, wenn einwandfrei geklärt ist, daß es die Umfärbung auch in Gebieten gibt, in denen der Pigmentierungstyp I in der Sommerpopulation mit Sicherheit nicht vorkommt.

Daß dieser Typ im übrigen nur die Fähigkeit zum Umfärben ins weiße Winterkleid besitzt und deren Realisierung noch der Auslösung durch Umweltfaktoren, vor allem eine ausreichende Temperatursenkung erfordert, darf natürlich auch nicht vergessen werden. Wenn diese in milden Wintern ausbleibt, kann die Umfärbung ebenso unterbleiben wie beim Hermelin und auch der Pigmentierungstyp I im Winter braun bleiben. Er ist dann allerdings als solcher immer zu erkennen. Nach meiner Erfahrung mit den Zuchttieren ist die Auslösungsbereitschaft bzw. -schwelle im übrigen individuell sehr unterschiedlich.

### Die Körpergröße und ihre „Strategie“

REICHSTEIN (1957) hat gezeigt, daß die bis dahin zur Differentialdiagnose der Kleinwiesel-Formen und insbesondere von „Mauswiesel“ und „Zwergwiesel“ verwendeten metrischen und (für den Schädel) habituellen Merkmale so weitgehend mit der Körpergröße korreliert sind, daß es sich faktisch um einen einzigen Merkmalskomplex handelt und im Grunde nur die Körpergröße selbst als entscheidendes Kriterium übrigbleibt.

Nun unterliegt die Körpergröße der Kleinwiesel zumindest in Eurasien einer ausgeprägten, in diesem Ausmaß bei kaum einem andern Säugetier vorkommenden Variabilität, wobei vom Süden nach Norden, aber auch in den montanen Höhenlagen, ein drastisches Kleinerwerden zu registrieren ist. Deshalb gilt unser kleinster Carnivore seit jeher als eine der klassischen Ausnahmen von der BERGMANN'schen Klimaregel (nicht dagegen mit seiner starken Schwanzverkürzung von der ALLEN'schen Regel!). Die naheliegende Erklärung dafür war, daß ein kleiner Mustelide unter der Dauerschneedecke des borealen und alpinen Klimabereiches erfolgreicher zu jagen vermöge als ein größerer. Doch kann dies nicht der einzige Grund der „Verzweigung“ sein, weil das Hermelin auch ohne diese im gleichen Lebensraum zu existieren vermag. Dieses jagt laut NYHOLM (1959) in Finnland vorwiegend über dem Schnee, während das Wiesel seine Beute hauptsächlich unter der Schneedecke findet, wodurch sich für beide Arten unterschiedliche Nahrungsnischen ergeben.

Zweifellos gilt diese unterschiedliche Einnischung aber nicht nur für den Beuteerwerb im Winter, sondern auch für den Sommer, wie überhaupt Wiesel und Hermelin nur deswegen im gleichen Lebensraum zu koexistieren vermögen, weil sie dann ein unterschiedliches Beutespektrum haben. Historisch gesehen, konnte sich in den vom phylogenetisch älteren Hermelin bzw. dessen Vorgänger bewohnten Gebieten eine neuentstandene Wieselart nur bei Einnischung unterhalb der großen Art, also bei Verzweigung ansiedeln. Tatsächlich sind die Wiesel denn auch überall dort kleinwüchsig, wo sie mit dem Hermelin zusammen vorkommen, während sie dort, wo das Hermelin fehlt, großwüchsiger, bis zu hermelingroße Formen bilden.

Dieses Prinzip, die Koexistenz verwandter und im Nahrungserwerb ähnlicher Arten durch unterschiedliche Körpergröße und deren jeweilige Neuanpassung zu ermöglichen, scheint gerade in der Gattung *Mustela* so regelmäßig realisiert, daß ROSENZWEIG (1968) sehr treffend von einer „Strategy of Body Size“ spricht. Anders lassen sich z. B. die Größenverhältnisse der amerikanischen *Mustela*-Arten kaum erklären. Nach der Darstellung von HALL (1951) leben die beiden großen Arten *frenata* und *erminea* weitgehend allopatrisch. Wo sie zusammen vorkommen (z. B. in Rocky Mountains und Sierra Nevada) ist *erminea* extrem kleinwüchsig. Auf der anderen Seite kommen – genau wie in Eurasien – ein großwüchsiges Hermelin und ein „Zwergwiesel“ im größten Teil des nördlichen Nordamerika gemeinsam vor. Das Hermelin wird aber (wohl wegen der Konkurrenz zu *frenata*) nach Süden zu merklich kleiner. Wo sich beide Arten im Süden des Verbreitungsgebietes von *M. nivalis* größenmäßig nähern, kommt dann nach HALL entweder die eine oder die andere Art vor.

So sprechen die Verhältnisse sowohl in Eurasien wie in Amerika dafür, daß die Vermeidung von Konkurrenz innerhalb der Gattung *Mustela* vorwiegend durch unterschiedliche Körpergröße und damit unterschiedliche Nahrungsnischen geregelt wird und daß dieses Prinzip im Laufe klimatisch bedingter Arealverschiebungen immer wieder Neuanpassungen und damit Körpergrößenänderungen zur Folge hatte, die erklärlicherweise vornehmlich die körperlich schwächere der jeweils konkurrierenden Formen zu vollziehen hatte. Es scheint daher möglich, daß die auffällige Größenvariabilität gerade des kleinsten Musteliden Ausdruck einer selektiv erworbenen Plastizität in der Anpassung der Körpergröße an wechselhafte Umwelt- bzw. Konkurrenzbedingungen ist.

Die gleiche Strategie der Körpergröße bestimmt im übrigen ja auch das Größenverhältnis der Geschlechter bei den drei genannten *Mustela*-Arten *frenata*, *erminea* und *nivalis*.

Mit dem beträchtlichen Größen-Dimorphismus ist ganz sicher eine Spezialisierung der Geschlechter auf unterschiedlich große Beutetiere verbunden, wie sie ja auch bei vielen Greifvögeln (*Accipitres*) bekannt ist. Daß sich dieser sexuelle Größendimorphismus beim Wiesel (aber nicht beim Hermelin) nach Norden abschwächt und am geringsten bei den borealen „Zergwiesel“ ausgeprägt ist (REICHSTEIN 1957), hängt zweifellos mit dem durch die Konkurrenz mit dem Hermelin gegebenen Zwang zum subnivalen Beuteerwerb zusammen.

Daß im übrigen die für diese Art von Beuteerwerb benötigte Kleinheit, Schlankheit und Kurzhaarigkeit gerade, aber nicht nur in borealen und montanen Bereichen eine außergewöhnliche metabolische Belastung zur Folge hat (BROWN und LASIEWSKI 1972), soll hier wenigstens erwähnt werden. Nur wenige Kleinsäuger verenden in Lebendfallen so schnell wie Wieselweibchen.

### Die vermutliche Evolution der Wiesel

Wir dürfen davon ausgehen, daß die Entwicklung von kleinwüchsigen Musteliden mit der enormen Entfaltung der Nagetiere während des Jungtertiärs und des Pleistozäns zusammenhängt. Diese schuf ein immer vielfältigeres und selbst während der Eiszeiten individuenreiches Angebot an kleinen Beutetieren, das geradezu zur Entstehung und Differenzierung kleiner Raubtierformen herausforderte. Abstammend vom oligozänen *Paleogale* erscheinen *Mustela*-Arten erstmals im Miozän (THENIUS 1980). Da in der europäischen Villafranchium-Fauna schon groß- und kleinwüchsige Wiesel zu unterscheiden sind (KURTÉN 1968), dürfte die entsprechende Aufspaltung bereits im Pliozän erfolgt sein. Wobei – wie es auch die Chromosomenforschung nahelegt – von einer großwüchsigen, hermelinähnlichen Form auszugehen sein dürfte.

#### Die *numidica*-Gruppe

Jener hermelinähnlichen Ausgangsform scheinen mir von den rezenten Kleinwieseln jene heute auf den Südrand des europäischen Verbreitungsgebietes (Nordwestafrika, Südspanien, Korsika, Sizilien (?), Peloponnes, Kreta) beschränkten Wiesel am ähnlichsten zu sein, die wegen ihrer Größe und Färbung vielfach dem Hermelin zugeordnet wurden und im folgenden als *numidica*-Gruppe bezeichnet werden (u. a. *numidica* Pucheran, 1855; *iberica* Barrett-Hamilton, 1900; *galinthias* Bate, 1906; *corsicanus* Cavazza, 1908). Sie sind neben ihrer Großwüchsigkeit durch den Pigmentierungstyp I und die Nichtumfärbung in ein weißes Winterkleid gekennzeichnet. Ihre heutige insulare Zersplitterung läßt darauf schließen, daß diese nach der hier vorgetragenen Hypothese älteste Wieselgruppe ursprünglich ein größeres und geschlossenes Verbreitungsgebiet innegehabt hat.

Ob dieses jemals bis zur Levante reichte, scheint mir ungewiß. Bei den zwei *boccamela*-großen libanesischen Nachweisen, die HARRISON und LEWIS (1964) veröffentlichten, ist die Pigmentierung nicht angegeben, bei einem sogar der Fundort ungewiß. TRISTRAMS alte Angabe (Mt. Tabor) ist dubios, weil es neuere Wieselnachweise aus Palästina trotz intensiver Nachsuche ebenso wenig gibt wie aus dem angrenzenden libanesischen Hermon-Gebiet (H. MENDELSSOHN, pers. Mitt.). Die Funde, die BOESSNECK (1977) aus Grabungsmaterial (vorwiegend aus der Römerzeit) vom östlichen Randgebirge des Jordangrabens (Tell Hesbon bei Madaba, Jordanien) beschrieben hat, fallen daher geographisch so aus dem Rahmen, daß man menschlichen Import in der Antike (siehe unten!) annehmen möchte.

Anders bewerte ich dagegen die eingehende Lebendbeobachtung eines auffallend großen, relativ langschwänzigen Wiesels mit eindeutiger *numidica*-Färbung, die BOESSNECK (1974) und VAN DEN DRIESCH 1973 bei Kayseri in der Zentraltürkei (2500 m über NN) machten und zu dem sie einen gleichartigen Balg aus der Gegend von Ankara in der

Zoologischen Staatssammlung in München fanden. Denn damit scheint mir immerhin die Frage aufgeworfen, ob es in der Türkei noch eine zur *numidica*-Gruppe gehörende Wieselpopulation gibt oder ob diese großwüchsigen Wiesel vom Pigmentierungstyp I zu einer in der Türkei zu erwartenden Mischpopulation von (westlicher) *boccamela*-Gruppe und (nordöstlicher) *nivalis*-Gruppe gehören.

Bei all dem ist in Rechnung zu stellen, daß sich die Verhältnisse im Mittelmeergebiet nicht zuletzt deshalb so schwer klären lassen, weil – worauf schon CORBET (1978) hingewiesen hat – hier beträchtliche menschliche Eingriffe erfolgt sind. Wiesel wurden in der Antike nämlich ganz allgemein zur Nagetierbekämpfung gehalten (KELLER 1909) und ganz sicher auch regelmäßig verfrachtet, vor allem in von ihnen noch unbesiedelte Gegenden wie z. B. auf Inseln. Welche der beiden mediterranen Gruppen dabei bevorzugt oder benachteiligt wurde, ob – wenn beide konspezifisch sind – eine Vermischung eintrat oder ob die nordmediterrane *boccamela* die ältere *numidica* trotz körperlicher Unterlegenheit teilweise verdrängt hat, dürfte heute kaum mehr zu klären sein.

Zu klären sein muß dagegen, ob die in sich sehr einheitliche *numidica*-Gruppe noch oder überhaupt konspezifisch mit den übrigen rezenten Kleinwieseln ist. Dafür spricht ihr relikartiges, im allgemeinen allopatrisches Vorkommen, dagegen aber das angebliche Fehlen von Mischpopulationen in der zumindest auf der iberischen Halbinsel bestehenden Kontaktzone mit der jüngeren *boccamela-vulgaris*-Gruppe. CABRERA läßt beide Formen hier nebeneinander vorkommen; neuzeitlichere Feststellungen fehlen leider. Eine definitive Klärung ist am raschesten wohl von einer vergleichend-karyologischen und -serologischen Untersuchung der westmediterranen Wiesel zu erwarten, die darum dringend geboten erscheint. Die dabei zu prüfenden phylogenetischen Möglichkeiten sind in Abb. 5 skizziert. Bis zum Vorliegen solcher Untersuchungen würde ich dieser Gruppe eine Sonderstellung einräumen und für ihre Behandlung als selbständige Art *Mustela numidica* Pucheran, 1855, plädieren.

In diese Gruppe würde ich die ebenfalls großwüchsigen ägyptischen Wiesel (*subpalmata* Hemperich und Ehrenberg, 1833) wegen ihrer ganz anderen Pigmentierung (Typ II) nicht einbeziehen. Den von NIETHAMMER (1973) für denkbar gehaltenen Zusammenhang der *numidica*-Gruppe mit den ebenfalls großwüchsigen und nach Typ I pigmentierten Wieselformen am Südrand des asiatischen Verbreitungsgebietes möchte ich verneinen, weil sich diese Asiaten unmittelbar an das Verbreitungsgebiet der sibirischen „Zwergwiesel“ (*nivalis*-Gruppe) anschließen und sich damit zwangloser von diesen ableiten lassen. Dafür spricht auch, daß sie im Gegensatz zur *numidica*-Gruppe im Winter ausnahmslos umfärben.

### Die *nivalis*-Gruppe

Auch diese bei weitem größte und weitestverbreitete Kleinwiesel-Gruppe, die den ganzen Norden der Holarktis beherrschenden und dazu noch relikartig in den eurasischen Montanbereichen vorkommenden „Zwergwiesel“, weist sich durch den Pigmentierungstyp I als ursprünglich aus. Ihr Karyotyp leitet sich von dem des Hermelins ab, doch ist mangels entsprechender Untersuchung der *numidica*-Gruppe derzeit nicht zu entscheiden, ob die „Zwergwiesel“ *erminea* oder *numidica* näherstehen bzw. sich von *erminea*- oder *numidica*-Vorfahren ableiten lassen. Im ersten Fall wäre die für diese Gruppe charakteristische Umfärbung ins weiße Winterkleid von den Vorfahren übernommen worden, im zweiten Fall selbständig in Anpassung an den Lebensraum erworben. Eine Reihe denkbarer phylogenetischer Möglichkeiten ist in Abb. 5 skizziert und weiter unten diskutiert. Das Entstehungsgebiet liegt auf jeden Fall in der westlichen Paläarktis, da kleinwüchsige Wiesel hier viel früher nachzuweisen sind (KURTÉN 1968) als in Nordamerika (KURTÉN und ANDERSON 1980). Zeitlich dürfte die Entstehung dieser Gruppe mit den im späten Pliozän beginnenden Abkühlungsphasen zusammenhängen, die auch die zur Speziation nötige geographische Isolation von der jeweiligen Stammform bewirkt haben dürften.

Das entscheidende Moment dieser Speziation war auf jeden Fall die Verzweigung und damit die Gewinnung der unterhalb des Hermelins noch unbesetzten Predatorennische, in der sich gerade im kühleren Klimabereich ein reiches Beuteangebot, vor allem mit den in voller Entfaltung begriffenen *Microtinen*, entwickelt hatte, das nun ganz systematisch auch unter der Dauerschneedecke borealer und montaner Bereiche genutzt werden konnte. Damit war gleichzeitig eine Carnivorenform entstanden, die ganz speziell an das Leben in schneereichen Gebieten angepaßt war. Da diese während des Pleistozäns die ganze nördliche Halbkugel einschließlich des heute gemäßigten Klimabereiches umspannten, konnte sich das „Zwergwiesel“ über die ganze nördliche Holarktis ausbreiten. So war es auch typisch für die eisfrei gebliebenen Teile Europas.

Auf der anderen Seite hatte die Einpassung in diese Nische natürlich zur Folge, daß sich das Verbreitungsgebiet des „Zwergwiesels“ mit der Änderung der klimatischen Verhältnisse nach dem Ende der letzten Eiszeit erheblich reduzieren mußte. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß der in Europa erfolgte Rückzug auf die verbliebenen schneereichen Gebiete des Nordens und Ostens sowie der höheren Gebirge auch dann stattgefunden hätte, wenn keine konkurrierende und dem Leben in schneeärmeren Gebieten besser angepaßte Kleinwieselform in Erscheinung getreten wäre.

### Die *boccamela-vulgaris*-Gruppe

Diese Konkurrenzform zum „Zwergwiesel“ dürfte während der Eiszeit in einem ostmediterranen Refugialgebiet entstanden sein. Ihre Abkunft von der ebenfalls mediterranen *numidica*-Gruppe ist zumindest zu diskutieren. Wahrscheinlicher ist wegen der weitgehend identischen Karyotypen beider Formen (MANDAHL und FREGA 1980) derzeit allerdings die Entwicklung aus einer während einer Vereisungszeit nach Süden abgedrängten „Zwergwiesel“-Gruppe, welche die im wärmeren Klima nicht mehr begünstigte Fähigkeit zur Umfärbung in ein weißes Winterkleid verlor und bei diesem Mutationschritt mehr zufällig auch das mit der Umfärbung gekoppelte Pigmentierungsmuster I durch ein neues vom Typ II ersetzte. Daß diese Entwicklung gleichzeitig zu *boccamela*-, ja *subpalmata*-großen Formen führte, hing zweifellos mit dem mediterranen Beutespektrum zusammen und weist im übrigen auf Abwesenheit des Hermelins bei der Entstehung dieser neuen Gruppe hin.

Als sich nach der letzten Vereisung das Klima erwärmte und das „Zwergwiesel“ sich wahrscheinlich selber auf die verbleibenden schneereichen, d. h. im wesentlichen borealen und montanen Bereiche zurückzog, hat die durch den neuerworbenen Pigmentierungstyp II gekennzeichnete Kleinwieselform dann Mittel- und Westeuropa einschließlich der britischen Hauptinsel besiedelt, und zwar unter erneuter Reduzierung der Körpergröße. Die Ursache hierfür war zweifellos die gleiche, die zuvor zur Entstehung des Zwergwiesels geführt hatte, nämlich die Konkurrenz mit dem Hermelin, in dessen Verbreitungsgebiet das Vordringen in beiden Fällen erfolgte. Diese mittelgroße *vulgaris*-Gruppe geht in Südfrankreich und auf dem nördlichen Balkan kontinuierlich in die *boccamela*-Gruppe über und bildet mit der *nivalis*-Gruppe Kontakt- bzw. Mischzonen in Mittelschweden, am Nordrand der alpinen Gebirge, in der Übergangszone von Mittel- und Osteuropa sowie – wie schon erwähnt – in der Türkei.

Sehr bemerkenswert ist nun, daß phänotypisch offensichtlich ganz gleiche Wiesel auch im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes leben. Sofern dies nicht auf einen europäischen Import zurückgehen sollte, müßte man die Möglichkeit ins Auge fassen, daß sich hier ganz unabhängig die gleiche Entwicklung wie in Europa vollzogen hätte, nämlich der Ersatz des mit Umfärbungsbereitschaft gekoppelten Pigmentierungstyps I durch den in diesem Klimabereich offensichtlich besser adaptierten Typ II, was einen in beiden Fällen identischen Mutationsschritt voraussetzen würde. Und dies wäre sicher so bemerkenswert, daß eine genaue Untersuchung besonders wünschenswert erscheinen muß (Abb. 4).

## Mögliche Evolutions-Modelle

In Abb. 5 werden noch einmal die beim heutigen Wissensstand nächstliegenden Alternativen für den möglichen Entwicklungsverlauf bzw. die Verwandtschaftsverhältnisse der rezenten Wieselgruppen zur Diskussion gestellt, um die Weiterarbeit auf die entscheidenden Fragen zu lenken und damit planvoller zu gestalten. Am meisten Wahrscheinlichkeit dürfte derzeit Modell A besitzen, das lediglich einen zweimaligen Verlust der Umfärbungsbereitschaft (bei der *numidica*- und der *boccamela-vulgaris*-Gruppe) fordert und diesem Merkmal damit einen mehr adaptiv als historisch bedingten Charakter beimißt. Das gleiche gilt für die Variante B, die eine größere verwandtschaftliche Distanz zwischen der *numidica*- und der *nivalis*-Gruppe zum Ausdruck bringt, was auch für Modell C gilt, das dem Merkmal Umfärbung wieder eine größere phylogenetische Bedeutung verleiht. Die geringste Wahrscheinlichkeit besitzt nach heutigem Wissensstand Modell D, weil es die karyologische Identität von *nivalis*- und *vulgaris*-Gruppe außer acht läßt.

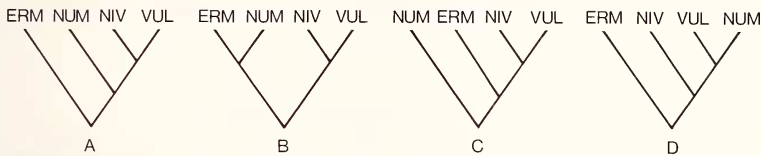


Abb. 5. *Mustela nivalis*. Modelle möglicher Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Gruppen. ERM = Hermelin, NUM = *numidica*-Gruppe, NIV = *nivalis*-Gruppe, VUL = *boccamela-vulgaris*-Gruppe

## Nomenklatorische Folgerungen

Entsprechend den hier vorgelegten Untersuchungsergebnissen und Überlegungen wird im folgenden davon ausgegangen, daß dem nicht adaptiven Pigmentierungstyp und der Umfärbung in ein weißes Winterkleid eine größere taxonomische Bedeutung zukommt als der weitgehend adaptiven und von den jeweiligen Umweltbedingungen abhängigen Körpergröße sowie der schon innerhalb der gleichen Population sehr variablen Intensität der Dorsalfärbung.

Auch bei dieser Bewertung bestätigt sich, daß die meisten rezenten Kleinwiesel ungeachtet ihrer erheblichen, ja beinahe monströsen Größenunterschiede und über die gesamte Holarktis ausgedehnten Verbreitungsgebiete konspezifisch und der Art *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 zuzuordnen sind. Zweifel sind lediglich noch hinsichtlich der reliktarzig am Südrand des europäischen Verbreitungsgebietes vorkommenden *numidica*-Gruppe möglich bzw. angebracht, die ich aus vorher erörterten Gründen solange als selbständige Spezies führen würde, wie nicht durch exakte Untersuchungen eine (noch bestehende) Konspezifität mit *nivalis* nachgewiesen worden ist. Aus dieser Sicht ergibt sich dann folgende taxonomische Gliederung der Kleinwiesel.

*Mustela nivalis nivalis* Linnaeus, 1766

Die Art wurde im weißen Winterkleid aus dem Bezirk Västerbotten im Nordosten Schwedens beschrieben. Beides spricht eindeutig für die aus der Bearbeitung schwedischen Museumsmaterials gezogene Folgerung von STOLT (1979), die dem Pigmentierungstyp I angehörenden nordskandinavischen „Zwergwiesel“ unter dem Subspezies-Namen *nivalis* L. zu führen. Darüber hinaus muß dieser Name für sämtliche nordischen Wiesel der Holarktis gelten, die sich offensichtlich nicht von den skandinavischen unterscheiden. Die ihnen gegebenen Namen sind dementsprechend als Synonyme zu behandeln, was vor allem

für die nordamerikanische *rixosa* Bangs, 1896 und die nordostsibirische *pygmaea* Allen, 1903 gilt. Einzuziehen ist auch der ohnehin dubiose und auf die zwei verschiedenen skandinavischen Subspezies beziehbare Name *minor* Nilsson, 1820, vor allem aber auch die seit ZIMMERMANN (1943) immer wieder für das „Zwergwiesel“ in Anspruch genommene *minuta* Pomel, 1853, aus Frankreich beschrieben und nach dem Pigmentierungstyp (Wangen- und Bauch-Fleckung!) eindeutig besonders kleinwüchsige „Mauswiesel“ betreffend und damit ein unbestreitbares Synonym zu *vulgaris* Erxleben.

Meines Erachtens müssen auch die als „Eiszeitrelikte“ in den montanen Regionen Europas vorkommenden und im Winter weiß werdenden „Zwergwiesel“ vom Pigmentierungstyp I unter dem Subspeziesnamen *nivalis* geführt und die ihnen gegebenen Sondernamen eingezogen werden, solange sich keine nennenswerten Unterschiede zu den nordischen „Zwergwiesel“ nachweisen lassen. Kein Urteil kann ich mir darüber erlauben, wieweit die nicht wenigen aus dem Süden des osteuropäisch-asiatischen Verbreitungsgebietes beschriebenen Subspezies (und z. T. wohl sogar Spezies) valide sind, die sich – soweit aus der Literatur zu entnehmen – allein durch die Körpergröße, nicht jedoch durch den mit Umfärbung ins weiße Winterkleid gekoppelten Pigmentierungstyp (I) von der Nominatform unterscheiden.

#### *Mustela nivalis vulgaris* (Erxleben, 1777)

Alle den gemäßigten Klimabereich Europas von Schottland bis nach Osteuropa (exklusive) und von Mittelschweden bis zum Balkan (exklusive) bewohnenden mittelgroßen und im Winter nicht umfärbenden „Mauswiesel“ vom Pigmentierungstyp II sind dieser aus Sachsen beschriebenen Subspezies zuzuordnen. Auch in diesem Teil des Verbreitungsgebietes sollten alle übrigen Subspeziesnamen als Synonyme eingezogen werden, da sie sich lediglich auf meist recht geringfügige Größenunterschiede oder eine auch innerhalb jeder Population vorkommende Nuancierung in der Färbungsintensität, nicht jedoch auf einen andern Pigmentierungs- oder Umfärbungstyp stützen.

#### *Mustela nivalis boccamela* (Bechstein, 1801)

Die zur gleichen, durch den Pigmentierungstyp II und Nichtumfärbung gekennzeichneten Kleinwieselgruppe gehörenden nord- und ostmediterranen Wiesel unterscheiden sich von der vorigen Unterart nur durch die Körpergröße, die allerdings nach Norden so kontinuierlich in die von *vulgaris* übergeht, daß eine praktikable Abgrenzung nicht bzw. lediglich statistisch in Extrem- und Mittelwerten möglich ist. Es wäre daher durchaus berechtigt, diese beiden Subspezies unter dem älteren Namen *vulgaris* zu vereinen. Dagegen spricht eigentlich nur, daß bei solcher nomenklatorischen Vereinfachung auch die heute geographisch isolierten, extrem großwüchsigen ägyptischen Wiesel einbezogen werden müßten, ganz abgesehen davon, daß die jüngste Kleinwieselgruppe im Verbreitungsgebiet von *boccamela* entstanden ist und dieser Tatbestand taxonomisch gewürdigt bleiben sollte. Wenn man *vulgaris* und *boccamela* allerdings als selbständige Subspezies beibehält, müssen auf jeden Fall alle von Nordspanien bis zu den Karpathen und zur Türkei beschriebenen Unterarten als Synonyme von *boccamela* eingezogen werden.

#### *Mustela nivalis subpalmata* (Hemprich und Ehrenberg, 1833)

Diese mit dem gleichen Pigmentierungs- und Umfärbungstyp zur gleichen Kleinwieselgruppe wie die beiden vorigen Subspezies gehörenden ägyptischen Wiesel sollten wegen ihrer extremen, mit der Größe der hier bevorzugten Beutetiere (vor allem *Rattus*) zusammenhängenden Körpergröße und heutigen geographischen Isolation als eigenständige Subspezies gewertet bleiben. Ich halte es im übrigen nicht für ausgeschlossen, daß dieses

isolierte ägyptische Vorkommen auf Import durch den Menschen beruht. Das (*boccamela*) Wiesel wurde im Altertum überall als Mäusejäger geschätzt und ganz wie die später eingeführte Hauskatze freilaufend in den menschlichen Anwesen gehalten (KELLER 1909). Und es ist natürlich auffallend, daß die ägyptischen Wiesel anders als alle übrigen Populationen der Art ganz an den menschlichen Siedlungsbereich gebunden zu sein scheinen und selbst in den Großstadthäusern aus- und einlaufen. Daß diese synanthropen Tiere besonders großwüchsig wurden, wäre plausibel, ebenso daß sie durch die das Land begrenzenden Wüstengebiete an der Ausbreitung und an dem Kontakt mit den anderen mediterranen Wieselpopulationen gehindert waren.

#### *Mustela nivalis allegheniensis* (Roads, 1901)

Wenn sich herausstellen sollte, daß die im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes lebenden, nicht umfärbenden und nach Typ II pigmentierten Kleinwiesel nicht auf europäische *vulgaris*-Importe zurückgehen, sondern eine autochthone Neubildung darstellen, würde diese Subspezies natürlich besonderes wissenschaftliches Interesse bekommen.

#### *Mustela numidica* Pucheran, 1855

Wenn diese nach der hier vertretenen Auffassung phylogenetisch ältesten Kleinwiesel aus den vorher erörterten Gründen vorerst als selbständige Art behandelt werden, bleibt zu entscheiden, ob die zweifelsfrei zu ihr gehörenden südspanischen, korsischen, kretischen etc. Populationen, die sich allenfalls durch ihre Körpergröße voneinander unterscheiden, wegen ihrer jeweiligen geographischen Isolation als selbständige Subspezies, also *Mustela numidica numidica*, *M. n. iberica*, *M. n. galinthias* usw., beibehalten werden sollen. Dies wäre ohnehin kaum möglich, wenn die *numidica*-Gruppe als Unterart von *Mustela nivalis* eingestuft würde.

### Die Terminologie der Pigmentierungs-Typen

Die vorstehenden Ergebnisse erfordern schließlich auch eine neue terminologische Behandlung der beiden Pigmentierungstypen, die bisher – sofern überhaupt für wesentlich gehalten – als „*minuta*-Typ“ für den Typ I und „*nivalis*-Typ“ für den Typ II bezeichnet wurden (zuletzt von NIETHAMMER 1973). Beides ist irreführend, weil sich die Pomel'sche Beschreibung von *minuta* ganz eindeutig auf den Typ II mit Backen- und Unterseiten-Fleckung bezieht und des Linnaeus' Beschreibung von *nivalis* ebenso eindeutig auf den Typ I. Sofern eine Identifizierung der Pigmentierungstypen mit systematischen Kategorien überhaupt für zweckmäßig gehalten wird, muß der Typ I nunmehr als „*nivalis*-Typ“ und der Typ II als „*vulgaris*-Typ“ bezeichnet werden.

### Vordringlich zu klärende Sachverhalte

Die in diesem Versuch eines neuen Ansatzes zur Klärung der Kleinwieselsystematik angestellten Überlegungen lassen die Klärung folgender Fragen als besonders lohnend erscheinen.

1. Die Überprüfung von Alter und Spezifität der *numidica*-Gruppe durch karyologische und serologische Untersuchungen sowie genaue Feststellungen zur gegenwärtigen Verbreitung und taxonomischen Gliederung dieser Gruppe. Gewissen Aufschluß könnte auch schon die Klärung der Frage bringen, ob die nordiberische *Mustela nivalis boccamela* und die südiberische *Mustela numidica iberica* irgendwo in Spanien sympatrisch vorkommen oder allopatrisch mit einer Vermischungszone in Mittelspanien.



2. Entsprechende Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der ägyptischen Wiesel.
3. Systematische Überarbeitung der (von der Türkei an) am Südrand des osteuropäisch-asiatischen Verbreitungsgebietes lebenden Wiesel unter den nunmehrigen phylogenetischen Aspekten.
4. Der Ursprung der nach Typ II pigmentierten und nicht umfärbenden Wiesel am Südostrand des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes (autochthon oder importiert?).
5. Gibt es irgendwo eindeutig nach Typ II pigmentierte Kleinwiesel, die in ein weißes Winterkleid umfärben?

#### Danksagung

Herrn Prof. Dr. JOCHEN NIETHAMMER danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für anregende Diskussion, Herrn Dr. H. REICHSTEIN für Überlassung der Abbildung 4.

#### Zusammenfassung

Nordisches „Zergwiesel“ und mitteleuropäisches „Mauswiesel“ repräsentieren zwei aus jeweils fünf gekoppelt vererbten Einzelmerkmalen bestehende Pigmentierungstypen, die auf Allelen eines einzigen Gens beruhen. Der durch gerade Seitenlinie charakterisierte Typ I wird rezessiv gegenüber dem durch gezackte Seitenlinie gekennzeichneten Typ II vererbt. Typ I ist mit der Fähigkeit zur Umfärbung in ein weißes Winterkleid ausgestattet, die dem Typ II nach bisherigen Erkenntnisstand fehlt.

Da diese beiden Typen an sich keinen Selektionswert besitzen, aber gruppentypisch sind, haben sie einen ungleich höheren phylogenetischen Aussagewert als die sehr unterschiedliche und darum bisher als taxonomisches Kriterium bevorzugte, tatsächlich aber weitgehend adaptive Körpergröße. Diese ist einmal von der Größe der im jeweiligen Verbreitungsgebiet bevorzugten Beutetiere, vor allem aber vom Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des Hermelins abhängig, mit dem Koexistenz nur durch „Verzweigung“ möglich ist („strategy of body size“).

Da die Kleinwiesel nach dem karyologischen Befund vom Hermelin bzw. dessen Vorfahren abzuleiten sind, wird der dieser Art entsprechende Pigmentierungstyp I als der ursprünglichere und der Typ II als sekundär mutiert angesehen. Hieraus lassen sich folgende Überlegungen zur Evolution der Kleinwiesel ableiten.

Vom Pigmentierungstyp und der geographischen Verbreitung her lassen sich drei in sich einheitliche Gruppen unterscheiden. Die phylogenetisch älteste könnte die heute relikartartig auf den Südwestrand des europäischen Verbreitungsgebietes beschränkte großwüchsige *numidica*-Gruppe sein, die vielleicht sogar Speziescharakter hat. Ursprünglich ist auch die *nivalis*-Gruppe, die mit Verzweigung (subnivaler Beuteerwerb) und weißem Winterkleid speziell an schneereiche Gebiete angepaßt ist und heute die borealen und alpinen Gebiete der gesamten Holarktis beherrscht. Phylogenetisch jung ist dagegen die durch den neuerworbenen Pigmentierungstyp II gekennzeichnete *boccamela-vulgaris*-Gruppe, welche das gemäßigte und mediterrane Europa bewohnt und ein phänotypisches Pendant am Südostrand des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes besitzt.

Da die meisten der zahlreichen Wiesel-Unterarten nur auf Grund von häufig minimalen und nur statistisch ausdrückbaren Größenunterschieden beschrieben wurden, ist mit der Abwertung des überwiegend adaptiven Merkmals Körpergröße eine drastische Reduzierung des bisherigen Formen-Wirrwarrs möglich. Begründete Vorschläge dafür werden vorgetragen.

#### Literatur

- ALLEN, G. M. (1933): The Least Weasel a circumboreal species. *J. Mammalogy* 14, 316–319.
- ANDERSEN, K. W. (1971): Recent records of *Mustela nivalis* from Kansas. *Transact. Kansas Acad. Science* 73, 404–405.
- BARBU, P. (1968): Systématique et écologie de la belette *Mustela nivalis* L. provenant de quelques forêts des districts D'Ilfov et de Prahova-Roumanie. *Trav. Mus. Hist. Nat. "gr. Antipa"* 8, 991–1002.
- BOESSNECK, J. (1974): Eine vergleichende Dokumentation subfossiler Wieselfunde aus Anatolien. *Säugetierkd. Mitt.* 22, 304–313.
- (1977): Funde vom Mauswiesel, *Mustela nivalis* Linné, 1766 auf dem Tell Hesbon, Jordanien. *Säugetierkd. Mitt.* 25, 44–48.
- BROWN, J. H.; LASIEWSKI, R. C. (1972): Metabolism of Weasels: The cost of being long and thin. *Ecology* 53, 939–943.
- CABRERA, A. (1913): Sobre algunas formas del genero *Mustela*. *Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.* 13, 391–428.
- (1923): Sobre algunas formas del genero *Mustela*. *Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat.* 23, 23.

- (1932): Los mamíferos de Marruecos. Trab. Mus. nac. Sc. nat. Madr. Ser. zool. 57, 1–361.
- CORBET, C. B. (1978): The mammals of the Palearctic Region: a taxonomic review. London, Ithaca: Cornell Univ. Press.
- ELLERMAN, J. R.; MORISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London.
- GRAFODATSKIJ, A. S.; VOLOBUJEV, V. T.; TERNOVSKIJ, D. V.; RADZHABLI, S. I. (1976): G-banding of the chromosomes in seven species of Mustelidae (Carnivora). Zool. J. 55, 1704–1709.
- GRAFODATSKIJ, A. S.; TERNOVSKIJ, D. V.; ISAJENKO, A. A.; RADZHABLI, S. I. (1977): Constitutive heterochromatin and DNA content in some Mustelids (Mustelidae, Carnivora). Genetika 13, 2123–2128.
- HALL, E. R. (1951): American Weasels. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. 4, 1–466.
- HARRISON, D. L.; LEWIS, R. E. (1964): A note on the occurrence of the weasel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766) (Carnivora: Mustelidae) in Lebanon. Z. Säugetierkunde 29, 179–181.
- HEPTNER, W. G.; NAUMOW, N. P. (1967): Die Säugetiere der Sowjetunion. Bd. 2. Moskau. (Russ.).
- KELLER, O. (1909): Die antike Tierwelt. Bd. 1, 164–171. Leipzig.
- KURODA, N. (1940): A monograph of the Japanese Mammals. Tokyo, Osaka.
- KURTÉN, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europa. Chicago: Aldine.
- KURTÉN, B.; ANDERSON, E. (1980): Pleistocene Mammals of North America. New York: Col. Univ. Press.
- MANDAHL, N.; FREDGA, K. (1980): A comparative chromosome study by means of G-, C-, and NOR-bandings of the weasel, the pygmy weasel and the stoat (*Mustela*, Carnivora, Mammalia). Hereditas 93, 75–83.
- MAZAK, V. (1970): Comments on the problem of *Mustela minuta*. Lynx 11, 40–44. (Tschechisch mit englischer Zusammenfassung).
- MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. London.
- NIETHAMMER, J. (1973): Das Mauswiesel (*Mustela nivalis*) in Afghanistan. Bonn. Zool. Beitr. 24, 1–6.
- NYHOLM, E. S. (1959): Hermelin und Wiesel und ihr Winterbiotop. Suomen Riista 13, 106–116. (Finnisch).
- OGNEW, S. I. (1935): Die Säugetiere der UdSSR und der Nachbarländer. Moskau-Leningrad. (Russisch).
- REICHSTEIN, H. (1957): Schädelvariabilität europäischer Mauswiesel (*Mustela nivalis* L.) und Hermeline (*Mustela erminea* L.) in Beziehung zu Verbreitung und Geschlecht. Z. Säugetierkunde 22, 151–182.
- ROSENZWEIG, M. L. (1968): The Strategy of Body Size in Mammalian Carnivores. Am. Midl. Nat. 80, 299–315.
- SIVONEN, L. (1967): Die nordischen Säugetiere. Helsinki. (Finnisch).
- STOLT, B.-O. (1979): Colour Pattern and Size Variation of the Weasel in Sweden. Zoon 7, 55–61.
- THENIUS, E. (1980): Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Stuttgart-New York: Gustav Fischer.
- ZIMA, J.; KRÁL, B. (1984): Karyotypes of European Mammals III. Acta Sc. Nat. Brno 18, 1–51.
- ZIMMERMANN, K. (1943): Zur Kenntnis deutscher Maus- und Zwerg-Wiesel. Z. Säugetierkunde 15, 289–298.
- (1953): Die Carnivora von Kreta. Z. Säugetierkunde 17, 58–65.

*Anschrift des Verfassers:* Dr. FRITZ FRANK, Hohlweg 14, D-7022 Echterdingen 3